No 29. **F. Müller,** Freiburg. — Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den *Crocodilia.* (Mit einer Textabbildung.)

Zoologisch-vergl.-anatomisches Institut der Universität Freiburg.

Im Zusammenhang mit dem Studium der Ontogenese des Krokodilgaumens habe ich die morphogenetischen Beziehungen zwischen Nasenraum und Mundhöhle untersucht. Diesen Beziehungen sind 1902 Voeltzkow und 1907 Fuchs nachgegangen, konnten sie jedoch nur unvollständig klären, teils wegen der Beschränkung auf die makroskopische Methode, teils des lückenhaften Materials wegen.

Der sekundäre Gaumen der *Tetrapoda* ist phylogenetisch betrachtet eine ventral vom primären Mundhöhlendach gelegene sekundäre Dachbildung. Ihre Genese bedingt die Entstehung eines Ductus nasopharyngeus. Eine dieser Definition entsprechende Bildung von Gaumendach und Nasenrachengang ist bekanntlich bei den Krokodilen voll entwickelt. An einem umfangreichen Material versuchte ich, die noch bestehenden Lücken unserer Einsichten über die Bildung dieser kennzeichnenden Strukturen des Krokodilschädels nach Möglichkeit auszufüllen.

Den Nasenrachengang, die Choanen und den Gaumen betreffend ist festzustellen:

1. Die Choanen erleiden auf fortgeschrittenen Stadien eine deutliche Verlagerung nach hinten und gelangen auf diese Weise bei den rezenten Crocodiliden in den Bereich der Pterygoidea. Dieser ontogenetische Verlagerungsprozess findet in der Phylogenese seine Parallele. Er entspricht einem generellen evolutiven Trend, der in der Unterscheidung von Mesosuchia und Eusuchia als Subklassen der *Crocodilia* eines der wichtigsten Kriterien darstellt. Aus diesem Sachverhalt wäre zu erwarten, dass ihre Phylogenese von Anfang an in einer schrittweisen Rückwärtsverlagerung der Choanen aus dem Bereich der ursprünglichen Öffnung bestünde. Dieser Rückwärtsverlagerung liefe die Entstehung des D.n.ph. in orocaudaler Richtung parallel.

Dem gegenüber ist festzustellen:

2. dass der D.n.ph. anlagemässig aus zwei anfänglich getrennten Teilen besteht, dem
Ductus nasopharyngeus anterior und dem
Ductus nasopharyngeus posterior.

Der D.n.ph. anterior wird paarig angelegt und ist auf einem Stadium von 7,8 mm Kopflänge bereits in Bildung begriffen. Er entwickelt sich aus einer craniocaudad fortschreitenden Anlage.
Der D.n.ph. posterior entsteht aus einem caudorostrad sich entwickelnden praesumtiven Raum. Der Abstand zwischen craniocau dader und caudorostrader Anlage wird rasch verkürzt, bis die beiden miteinander verschmelzen.

Die Bildung des D.n.ph. erfolgt also nicht in durchgehend orocaudader Richtung.

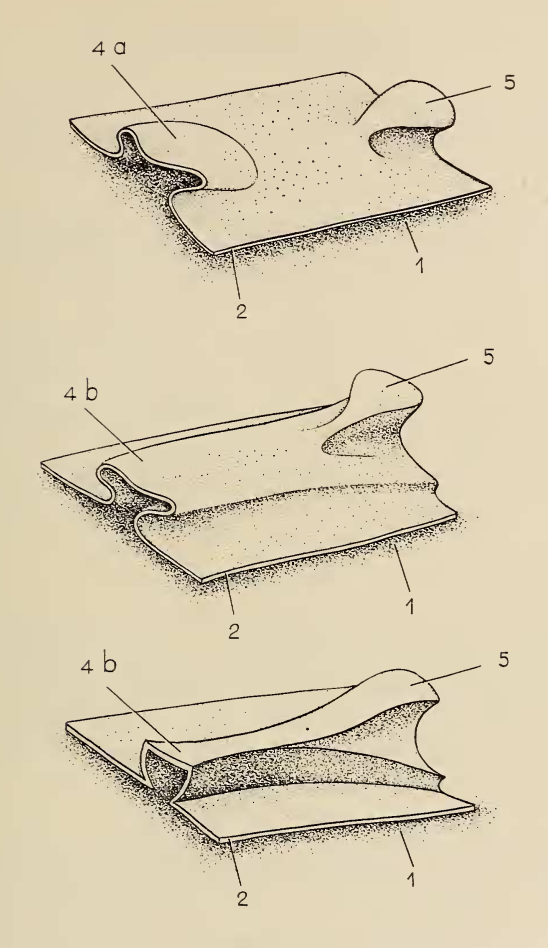
3. Entgegen den Angaben von Voeltzkow und Fuchs entsteht der D.n.ph. nicht durch Unterteilung einer primären Mundhöhle, wodurch gleichzeitig die sekundäre Mundhöhle abgegrenzt würde. Das epitheliale sekundäre Gaumendach ist in situ vorhanden, bevor die erwähnten Anlagen des D.n.ph. entstehen.

4. Diese Anlagen bilden sich durch Einsenkung in dorsader Richtung im epithelialen Gaumendach. Die horizontalen Falten, durch welche der D.n.ph. in der Folge abgeschnürt wird, täuschen die erwähnte Teilung der primären Mundhöhle vor.

5. Der D.n.ph. entspricht also nicht einem Teil einer primären Mundhöhle, die als solche bei rezenten Crocodiliden überhaupt nicht mehr angelegt wird. Seine epitheliale Anlage ist einem Teil der epithelialen Anlage des sekundären Mundhöhlendaches homolog.

6. Erst später bildet sich über dem epithelialen Gaumendach der knöcherne sekundäre Gaumen, an dessen Bildung Maxillare, Pterygoid, Palatinum und Praemaxillare beteiligt sind.

7. Der choanennahe liegende Abschnitt des Ductus n.ph. posterior ist, weil eben erst durch Verwachsung aus der Mundhöhle abgeschnürt, unpaar. Er wird später dadurch paarig, dass das



Schematische Darstellung des praesumtiven Ductusraumes
(Zch n. Rekonstruktionen).

Oben: *Crocodylus cataphractus* Cuv. (7,8 mm Kopflänge), praesumtiver Raum für den Ductus n.ph. anterior.

Mitte: *Crocodylus porosus* Schneid. (8 mm Kopflänge), praesumtiver Raum für den Ductus n.ph. posterior (unmittelbar an den nicht dargestellten paarigen Ductus n.ph. anterior anschliessend).

Unten: *Crocodylus cataphractus* Cuv. (10,8 mm Kopflänge), praesumtiver Ductusraum unmittelbar caudal der tertiären Choane.

1: Mundhöhle; 2: Epithel des sekundären Gaumens; *4a*: Praesumtiver Raum für den Ductus anterior; *4b*: Praesumtiver Raum für den Ductus posterior; 5: Pharynxdach.

Bodenepithel in Form einer Leiste zum Ductusdach wächst und mit dem Dachepithel verschmilzt.

Bei älteren Embryonen wachsen sich sowohl vom Ductusboden wie vom Ductusdach je eine Epithelleiste entgegen, um durch Verwachsen den Ductus zu unterteilen.

Diese Unterteilung des D.n.ph. posterior erfolgt von rostral nach caudal und zwar so, dass bei *Crocodylus* auch im Schädel des adulten Tieres der letzte Ductusabschnitt unpaar bleibt.

8. Der D.n.ph. anterior entsteht nicht in der soeben beschriebenen Weise aus einem zuerst unpaaren Ductus, sondern wird von Anfang an paarig angelegt. Vom Munddach über dem praesumtiven Raum wächst nahe der Medianen beidseitig eine Leiste nach ventral. Deren Epithel verschmilzt mit dem Epithel des Gaumenblattes des Maxillare, womit der paarige D.n.ph. anterior abgeschnürt wird. Da dieser direkt in die Mundhöhle mündet, sind infolgedessen auf diesem Entwicklungsstadium vorübergehend paarige tertiäre Choanen vorhanden. Der in seinem letzten Abschnitt unpaare D.n.ph. posterior steht durch die tertiäre Choane mit der Mundhöhle resp. mit dem Pharynx in Verbindung. Primäre Choanen sind bei den rezenten Crocodiliden auch in der Ontogenese nicht nachweisbar. Die direkten Mündungen der Nasen- in die Mundhöhle sind als sekundäre Choanen zu bezeichnen.

9. Während im Bereich der Maxillaria der Nasenrachengang von der Mundhöhle in der oben beschriebenen Weise abgeschnürt wird, wird der praesumtive Raum in der Region der Pterygoidea durch das Verwachsen von zwei Weichteilfalten und der Knochenanlagen der Pterygoidea schrittweise in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt zerlegt. Der Ductus posterior geht in diesem Bereich durch Abschnürung aus der oberen Etage hervor. Da die dorsalen Weichteilfalten rascher verwachsen als die ventralen, erfolgt im gleichen Bereich zuerst die Verschmelzung der dorsalen und erst hernach die Verwachsung der ventralen Falten. Infolgedessen rückt die tertiäre Choane in den Bereich der Pterygoidea. Auch entstehen zwei Räume: ein Cavum dorsale, d.h. der D.n.ph. posterior, und ein Cavum ventrale. In rostrader Richtung obliteriert das Cavum ventrale, so dass bei schlüpfreifen Tieren die untere Etage beinahe verschwunden ist.

Zusammenfassung

Es wird die Ontogenese des Ductus nasopharyngeus als eines von der sekundären Mundhöhle abgegliederten Teiles beschrieben. Sein praesumtiver Raum entsteht später als die Mundhöhle durch Einsenkung im epithelialen Gaumendach, also in Verbindung mit ihr. Die Entwicklung erfolgt nicht in durchgehend caudaler Richtung, sondern geht von einer craniocaudaden und einer caudorostraden Anlage aus. Das Munddach ist von Anfang an ein sekundäres. Es bestehen deshalb keine primären Choanen, sondern nur paarige sekundäre. Die Mündung des Ductus nasopharyngeus in die Mundhöhle ist als tertiäre Choane zu bezeichnen. Sie ist auf frühen Stadien paarig; bei Embryonen ab 8 mm Kopflänge besteht bei *Crocodylus* eine unpaare tertiäre Choane, welche in orocaudaler Richtung in die Region der Pterygoidea verschoben wird.

Résumé

Il s'agit de l'ontogenèse du canal nasopharyngien qui fait partie de la cavité buccale secondaire. Son espace présumé se forme après celui de cette cavité par un effondrement de son plafond épithélial; donc il communique avec elle. Son développement ne se réalise pas en direction strictement caudale, mais débute à la fois par une ébauche rostrale et une ébauche caudale. Le plafond de la cavité buccale est donc secondaire dès le début. C'est pourquoi il n'existe pas de choanes primaires. La communication entre la cavité nasale et la cavité buccale doit être considérée comme choane secondaire, la communication entre le canal nasopharyngien et la cavité buccale comme choane tertiaire. Chez les embryons de *Crocodylus* dont la tête dépasse 8 mm de long, une choane impaire tertiaire se trouve reportée en arrière dans la région des ptérygoïdes.

Summary

The ontogenesis of the nasopharyngeal duct is described as part of the secondary mouth cavity. Its presumptive space is formed later than the cavity by the sinking of the epithelial palate, therefore in connection with that cavity. The development does not follow straightway in caudal direction, but begins with a rostral

and a caudal disposition. The roof of the mouth is secondary from the beginning. So there are no primary choanae, but only paired secondary and in earlier stages paired tertiary choanae. With embryos of *Crocodylus* with an 8 mm long head there is an unpaired tertiary choana which is deplaced in orocaudal direction into the region of the pterygoids.

WICHTIGSTE LITERATUR

Bertau, M. 1935. *Zur Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans der Krokodile.* Zeitschr. f. Anat. u. Entw.geschichte. Bd. 104, Berlin.

Fuchs, H. 1907. *Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildung bei den Wirbeltieren.* Zeitschr. f. Morphol. u. Anat. Bd. 11, Stuttgart.

Meek, A. 1911. *On the morphogenesis of the head of the crocodile.* Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XLV, London.

Shino, K. 1914. *Das Chondrocranium von Crocod. porosus.* Anatom. Hefte. Bd. 50, Wiesbaden.

Voeltzkow, A. 1902. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien.* Abhandlungen d. Senckenbergischen naturforsch. Gesellsch., Frankfurt a.M.

N° 30. **G. Ortolani et F. Vanderhaeghe.** — L'activation de l'œuf de *Xenopus laevis laevis.*

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

Introduction

Chez les Amphibiens, comme chez d'autres Vertébrés, l'œuf est pondu après la première division de maturation et l'émission du premier globule polaire. Le noyau reste ensuite en métaphase jusqu'au moment où l'œuf est fécondé ou activé artificiellement; c'est alors seulement que le second globule polaire est expulsé et que le développement de l'embryon devient possible.

L'activation artificielle de l'œuf chez les Amphibiens peut s'opérer de diverses manières. La plus connue est celle de Bataillon [1, 2] qui consiste à piquer l'œuf avec une aiguille très fine;